Über die Verwandtschaftsverhältnisse und die Verbreitung der amerikanischen Arten der Gattung Draba.

Von

Ernst Gilg.

Arten der Gattung *Draba* sind jedem Floristen bekannt, und sie nehmen in den Herbarien stets einen bevorzugten Platz ein. Es ist dies nicht etwa darauf zurückzuführen, daß diese Pflanzen durch schöne Blüten ausgezeichnet sind, eigenartige morphologische Verhältnisse zeigen oder stellenweise tonangebend in der Vegetation bestimmter Gebiete auftreten. Gerade das Gegenteil ist der Fall. Die *Draba*-Arten besitzen mit wenigen Ausnahmen unscheinbare Blüten, sie gehören zu der durch auffallend geringe Differenzierung bekannten Familie der Cruciferen, sie kommen endlich an ihren Standorten meist nur ganz zerstreut und oft nur in wenigen Exemplaren vor. Aber sie gehören zu jenen Gewächsen, die allermeist nur an der Vegetationsgrenze in unseren Gebirgen gedeihen, die oft als typische Felsenpflanzen nur unter Lebensgefahr zu erreichen sind und deshalb den Floristen an glücklich gelungene Bergfahrten erinnern. Weiter sind zahlreiche *Draba*-Arten bekannt, die zu den am weitesten nach Norden vordringenden Gewächsen gehören, die circumpolar in den borealen Teilen Amerikas, Europas und Asiens auftreten oder als »boreal-alpine« Pflanzen gleichzeitig aus den Polargebieten und den mitteleuropäischen oder zentralasiatischen Hochgebirgen bekannt geworden sind; sie erregen in hohem Grade die Aufmerksamkeit der Pflanzengeographen. Endlich kommt noch ein anderer Umstand hinzu, nämlich die große Schwierigkeit ihrer systematischen Gliederung. Kaum eine andere Gruppe des Pflanzenreichs zeigt eine ähnliche von Bearbeiter zu Bearbeiter wechselnde Auffassung der Artumgrenzung. Es mögen etwa 500 Arten der Gattung beschrieben worden sein. Davon läßt sich jedoch höchstens die Hälfte aufrecht erhalten, und Arten mit 20 und noch mehr Synonymen sind keine Seltenheit. Es läßt sich dies ja auch leicht begreifen. Die *Draba*-Arten sind mit wenigen Ausnahmen kleine, ja oft winzige Pflanzen. Wie die meisten Cruciferen zeigen sie in ihren Blüten und Früchten absolut keinerlei morphologische Differenzierung, höchstens graduelle Form- und Größenunterschiede. Die Blütenfarbe ist, abgesehen von verschwindenden Ausnahmen, gelb oder

weiß, wobei jedoch festzustellen ist, daß gelegentlich von nächstverwandten Arten die eine weiße, die andere gelbe Blüten besitzen kann. Ihre Blätter sind stets abwechselnd, einfach, allermeist länglich, zugespitzt und an der Basis allmählich verschmälert; Unterschiede beruhen fast nur in Größe, Zähnelung und Behaarung der Blätter. Die Stengel sind beblättert oder nackt, schaftartig. Der Blütenstand ist stets eine Traube; diese kann viel- bis wenigblütig, doldenähnlich oder mehr oder weniger gestreckt sein.

Aus dem Dargestellten geht hervor, daß alle diejenigen Merkmale, welche gewöhnlich zur Abgrenzung von Arten herangezogen werden, hier vollständig oder fast vollständig versagen, und daß häufig Merkmale sekundärer Natur, wie Wuchsform und Behaarung, die wichtigste Rolle spielen. Berücksichtigt man nun endlich die große Variabilität der einzelnen Arten, besonders der weiter verbreiteten, und weiter den Umstand, daß die Originale der beschriebenen Arten wie kaum in einem anderen Falle — oft in den ungenügendsten Bruchstücken — über fast sämtliche europäischen und vielfach auch außereuropäischen Herbarien zerstreut sind, so kann man sich eine Vorstellung von den Schwierigkeiten machen, welche hier den Monographen erwarten.

Schon seit Jahren arbeite ich an einer Gesamtbeschreibung der Gattung *Draba*. Ich begann mit der Bearbeitung der europäischen Arten, da ich annahm, daß bei der Fülle des Materials sich von diesen am ehesten ein befriedigendes Bild geben ließe. Doch bald häuften sich die Schwierigkeiten in einem solchen Maße, es fanden sich so viele Fragen, welche eine Lösung nicht zuließen, daß ich unbefriedigt aufhörte und mit der Bearbeitung der neuweltlichen Arten anzufangen beschloß.

Es waren aus Amerika nur etwa 60 Arten bekannt, und von den nordamerikanischen wie den südamerikanischen Arten lagen kurze Zusammenstellungen vor. Es schien aus diesen hervorzugehen, daß sich die Gruppen der neuweltlichen Arten ohne weiteres denen der alten Welt einfügen ließen, daß also aus ihrer Bearbeitung keine neuen Gesichtspunkte für die Einteilung der Gattung *Draba* zu erwarten seien.

Diese Meinung erwies sich jedoch sehr bald als völlig irrig; ja es ist mir jetzt sogar nicht zweifelhaft, daß Amerika die Heimat der Gattung *Draba* ist, daß von dort einige Typen nach der alten Welt gelangten und sich hier zu großer Formenmannigfaltigkeit entwickelten.

De Candolle[1]), welcher zuerst eine Gruppierung der bis dahin bekannt gewordenen Arten gab, teilte die Gattung *Draba* in folgende Sektionen ein:

I. Aizopsis DC. Perennierende Pflanzen mit blattlosem Blütenschaft. Blätter starr, gewimpert. Blüten gelb. Griffel fadenförmig, in der Länge wechselnd.

---

1) De Candolle Syst. II. p. 331 und in Prodr. I. 166.

II. Chrysodraba DC. Perennierende Pflanzen. Blätter nicht starr und stets ungekielt. Blüten gelb. Griffel fast fehlend oder wenigstens sehr kurz. Schötchen oval-länglich.

III. Leucodraba DC. Perennierende Pflanzen. Blätter nicht starr. Blüten weiß. Blumenblätter abgerundet oder schwach ausgerandet.

IV. Holarges DC. Einjährige oder zweijährige Pflanzen. Griffel kurz. Blüten weiß oder sehr selten gelb.

V. Drabella DC. Einjährige oder zweijährige Pflanzen. Griffel fehlend. Blüten winzig klein, gelb oder weiß.

Es ist festzuhalten, daß diese Gruppierung De Candolles eine für die europäischen Arten meist recht gut passende ist. In die Sektionen schiebt De Candolle gelegentlich auch einige amerikanische Arten ein, von denen die einen an richtiger, andere aber auch an unrichtiger Stelle stehen; weitaus die meisten der neuweltlichen Arten bringt er jedoch zum Schluß der Gattung als solche, welche nicht sicher zu *Draba* gehören oder nicht genügend bekannt sind. Zweifellos dürfte dieses Vorgehen De Candolles auf das zu jener Zeit (1824) sehr dürftige Material der Gattung aus Amerika zurückzuführen sein.

Die Einteilung De Candolles blieb bei den folgenden Gesamtbearbeitungen der Gattung unverändert erhalten, bis Prantl[1]) in den »Natürlichen Pflanzenfamilien« nur noch die folgenden Sektionen aufrecht erhalten zu können glaubte: I. *Drabella* DC., II. *Heterodraba* Greene, III. *Erophila* DC., IV. *Drabaea* Lindbl. (inkl. der Gruppen *Holarges*, *Leucodraba*, *Chrysodraba*), V. *Aizopsis* DC.

Nach der kurzen, ungenügenden Begründung dieser Neugruppierung war es mir zunächst ein Rätsel, warum Prantl die Einteilung De Candolles verlassen hatte, bis ich wahrnahm, daß Prantl vollständig Watson gefolgt war, der bei der Aufzählung der nordamerikanischen Arten die folgende Gruppierung gegeben hatte[2]):

1. Erophila Koch. Petalen zweispaltig. Blüten weiß. Früchte vielsamig, oval bis oblong. Pflanzen einjährig, sternhaarig, mit unbeblättertem Blütenschaft und ganzrandigen oder gezähnten Blättern.
2. Heterodraba (Greene) Wats. Blüten in einseitswendiger Traube mit zurückgekrümmtem Blütenstiel. 6—10 Samen in jeder Frucht, schwach rauhhaarig. Einjährige, kurzstengelige, verzweigte Pflanze mit Sternhaaren. Blätter ganzrandig oder gezähnt. Blüten weiß.
3. Drabella DC. Kurzgestielte einjährige, selten zweijährige Pflanzen mit mehr oder weniger beblättertem, selten blattlosem Stengel, sternhaarig oder mehr oder weniger zottig behaart. Blütenstiele nicht zurückgeschlagen. Petalen ganzrandig oder eingeschnitten. Samen kahl.

---

1) Prantl in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. III. 2, p. 190.

2) Watson in Proc. Am. Acad. XXIII. 255 und in Flora N. Amer. I. 1, p. 106 ff.

4. Drabaea Lindbl. Ausdauernde Pflanzen mit verzweigtem, Blattrosetten tragendem Caudex, manchmal auch zweijährig und dann mit einfachem Caudex. Blätter flach, mehr oder weniger breit, nicht gekielt.
5. Aizopsis DC. Blätter linealisch, ganzrandig, starr, gekielt, mit zurückgeschlagenen Rändern. Blütenstiel blattlos. Dichte Polster bildende, alpine Pflanzen.

Ein eingehendes Studium der amerikanischen, besonders der nordamerikanischen Arten von *Draba* ergab nun mit Sicherheit, daß, abgesehen von den sehr natürlichen Gruppen *Erophila*, *Heterodraba* und *Aizopsis*, sich auch die Gruppierung Watsons unmöglich aufrecht erhalten läßt. Unter den Sektionen *Drabella* und *Drabaea* finden wir so verschiedenartige und von einander so abweichende Typen, daß sie auf keine Weise mit einander zu Verwandtschaftsverbänden vereinigt werden können. Zur Zeit, als Watson seine Bearbeitung herausgab (1895), waren zahlreiche, sehr wichtige Arten nur recht unvollständig bekannt. Durch die in den folgenden Jahren einsetzende, sehr umfassende Erforschung der Flora Nordamerikas, besonders seiner Hochgebirge, ferner die großartigen Sammlungen aus den ungeheuren, früher fast unerforschten Gebieten Britisch-Columbiens, welche wir besonders Macoun verdanken, sind wir jetzt in der Lage, über ein sehr viel reicheres Material zu verfügen, als es damals vorlag.

Besonders unhaltbar erweisen sich jedoch die Systeme De Candolles und Watsons dann, wenn man auch die *Draba*-Arten Zentral- und Südamerikas zur Bearbeitung heranzieht. Es ergibt sich dann mit zwingender Notwendigkeit, daß nur wenige der aufgestellten Sektionen wirklich natürlich sind, daß die anderen jedoch ungezwungen in zahlreiche natürliche Gruppen zerfallen, die oft zu einander keinerlei nähere Beziehungen zeigen.

Auf Grund meiner Studien über die amerikanischen *Draba*-Arten möchte ich folgende Gruppierung vorschlagen:

§ 1. Aizopsis. Ausdauernde Pflanzen mit einfachem oder meist verzweigtem Caudex, meist dichte Polster von zahlreichen Blattrosetten bildend. Blätter ganzrandig, starr, gekielt, häufig mit zurückgeschlagenen Rändern, meist stark gewimpert. Blütenstiel schaftartig, blattlos. Blüten gelb, selten weißlich bis weiß.

In Amerika 8 Arten, alle alpin, meist hochalpin, von den Gebirgen von Britisch-Columbien südwärts bis zu der Sierra Nevada Californiens.

Keine Art wirklich echt boreal.

Diese Sektion tritt in der alten Welt mit zahlreichen Arten in den Hochgebirgen Mitteleuropas und des Mittelmeergebietes auf.

§ 2. Alpinoideae. Ausdauernde Pflanzen mit einfachem oder meist verzweigtem Caudex, meist dichte Polster von zahlreichen Blattrosetten bildend. Blätter flach, dünn oder meist mehr oder weniger fleischig, ohne kielartige Mittelrippe. Blütenstiel schaftartig, blattlos. Blüten gelb.

In Amerika 10 Arten, davon eine (*D. alpina* L.) circumpolar-boreal,

alle übrigen alpin, meist hochalpin, in den Hochgebirgen der südlichen Staaten von Nordamerika verbreitet.

Hierher gehören die meisten Arten der alten Welt, die De Candolle unter seiner Sekt. *Chrysodraba* aufführt.

§ 3. Aretioideae. Ausdauernde Pflanzen mit dicht verzweigtem Caudex, dichte Rasen oder Polster von zahlreichen Blattrosetten bildend. Blätter flach, weich, ohne hervortretende Mittelrippe. Blüten gelb, in dichten Trauben an blattlosem, sehr kurzem Schaft, so daß die Blüten meist kaum über die Blattpolster hervorragen.

Diese Gruppe ist der vorhergehenden nahe verwandt, trotzdem aber recht typisch; ohne Anschluß in der alten Welt.

8 Arten, in den Hochanden von Columbien, Ecuador, Peru und Argentinien.

§ 4. Aureae. Einjährige bis ausdauernde Pflanzen mit verzweigtem Caudex, mit meist deutlicher Blattrosette, beblättertem, ansehnlichem, an der Spitze die ziemlich großen gelben Blüten tragendem Stengel.

Etwa 22 Arten, davon einzelne boreal, die meisten in den Hochgebirgen Nordamerikas alpin, einzelne in den südlichsten der Vereinigten Staaten montan oder bis in die Ebene herabsteigend.

Ohne näheren Anschluß in der alten Welt.

§ 5. Arbusculae. Halbstrauchig, mit holzigem Stengel oder mit dickfleischiger Wurzel ausdauernd. Blätter groß und flach. Blüten groß, gelb, in dichten Doldentrauben an langem, beblättertem Stengel.

3 Arten auf den Hochanden von Neu-Granada und Venezuela.

Ohne jeden Anschluß in der alten Welt.

§ 6. Hyperboreae. Ausdauernde Pflanzen mit fleischigem, beblättertem Stengel, großen, breiten Blättern, sehr großen, gelben Blüten in dichten Trauben und für die Gattung riesigen Früchten.

4 Arten in den nordwestlichen, borealen Gebieten von Nordamerika.

Ganz ohne Anschluß an Arten der alten Welt, von Greene als Typus einer neuen Gattung, *Nesodraba*, betrachtet.

§ 7. Volcanicae. Ausdauernde Pflanzen mit fleischigen Blättern. Blüten ansehnlich, gelb, an meist verlängerten, beblätterten Stengeln, in dichten Blütenständen.

Etwa 8 Arten, die meisten auf den Hochgebirgen Mexikos, eine in Guatemala, eine in Neugranada hochalpin.

§ 8. Graciles. Ein- bis zweijährige, nur in Ausnahmefällen ausdauernde Pflanzen mit sehr kleinen, gelblichen bis gelben Blüten an beblättertem oder, wenn niedrig, oft fast schaftförmigem Stengel. Blätter oft mehr oder weniger dicklich-fleischig.

6—7 Arten, davon 1 (*D. crassifolia* Grah.) circumpolar-boreal, 1 (*D. nemoralis* L.) in den gemäßigten und warmen Gebieten der alten und neuen Welt weit verbreitet und in Amerika auch stellenweise ziemlich

hoch in den Gebirgen aufsteigend, die übrigen auf den Rocky Mountains alpin, 1 Art in den Gebirgen Chiles.

Hierher der größte Teil der Arten von De Candolles Sektion *Drabella*.

§ 9. Nivales. Zweijährige bis ausdauernde, niedrige, zarte Pflänzchen, polsterbildend mit dichten Basalrosetten. Blüten ansehnlich, weiß, an blattlosem Schaft.

7 Arten, davon 2 (*D. nivalis* Willd. und *D. fladnizensis* Wulf.) circumpolar-boreal-alpin, die übrigen auf den Hochgebirgen Nordamerikas alpin, südlich bis in die Sierra Nevada Californiens vordringend.

Einzelne der hierher gehörigen Arten werden von De Candolle zu seiner Sektion *Leucodraba* gezählt.

§ 10. Cephalanthae. Ausdauernde, meist niedrige und zarte Pflänzchen, polsterbildend mit Basalrosetten. Blüten weiß, in dichten, meist kopfigen Trauben an blattlosem, meist kurzem Schaft.

Diese Gruppe ist der vorhergehenden nahe verwandt, aber nicht mit ihr zu vereinigen. Ohne Anschluß in der alten Welt.

10—12 Arten in den Hochanden von Columbien, Ecuador, Peru und Chile.

§ 11. Hirtae. Zweijährige bis ausdauernde Pflanzen mit verlängertem, kräftigem, mehr oder weniger dicht beblättertem Stengel. Blüten ansehnlich, weiß.

8—9 Arten, davon zwei (*D. hirta* L. und *D. incana* L.) circumpolar boreal-alpin, die anderen auf Britisch-Columbien und die nördlichsten der Vereinigten Staaten beschränkt, hier meist montan oder alpin.

Einzelne der hierher gehörigen Arten rechnet De Candolle teils zu Sekt. *Leucodraba*, teils zu Sekt. *Holarges*.

§ 12. Alyssoideae. Ausdauernde Gewächse mit ansehnlichen bis großen, weißen, selten violetten Blüten an verlängerten, dicht beblätterten Stengeln.

Diese Gruppe ist mit der vorhergehenden sehr nahe verwandt, aber mit ihr kaum zu vereinigen.

Etwa 25 Arten auf den Hochanden von Columbien, Ecuador, Peru und Argentinien, allein etwa 11 Arten in Chile und Patagonien (z. B. *D. magellanica* Lam.).

§ 13. Astylae. Einjährige, selten zweijährige Pflanzen mit meist kurzem, beblättertem Stengel und weißen, kleinen Blüten in dichten, fast doldigen Blütenständen. Griffel völlig fehlend. Frucht flachgedrückt.

Etwa 10 Arten, davon 6 auf sandigen Stellen und in den Steppengebieten der südlichen Staaten von Nordamerika und in Mexiko, 1 Art in den Hochanden von Bolivia, Peru und Argentinien, 1 in Patagonien und dem Feuerland, 2 in Chile.

§ 14. Brachycarpae. Einjährige Pflänzchen mit winzig kleinen,

weißen Blüten in dichten, doldenartigen Trauben an beblättertem Stengel. Früchte in dichten Trauben, klein, schmal.

1 Art (*D. brachycarpa* Nutt.) auf trockenem, sandigem Boden der südlichen Staaten von Nordamerika. Diese Gruppe, von Greene als eigene Gattung, *Abdra*, aufgefaßt, zeigt keinerlei Beziehungen zu Arten der alten Welt.

§ 15. Heterodraba Wats. Einjährige Pflanze mit kurzem, verzweigtem Stengel. Blüten klein, weiß in verlängerten, einseitswendigen Trauben; Blütenstiele nach unten gebogen. Früchte rhombisch (ob aufspringend?) mit 6—10 behaarten Samen.

1 Art (*D. unilateralis* Jones) im südlichen Californien und Mexiko.

Die Gruppe, von Greene als Gattung *Heterodraba* aufgefaßt, hat keinerlei Beziehungen zu Arten der alten (wie der neuen) Welt.

Aus dem südlichen Argentinien liegen etwa 15 verschiedene Formen vor, die teils als *Draba*, teils als *Braya* beschrieben wurden. Sie zeichnen sich sämtlich durch sehr abweichenden, auffallenden Habitus aus. Ob sie wirklich zu *Draba* gehören und wie sie sich zu den übrigen Arten eingliedern, muß eine eingehende Untersuchung an umfassenderem Material ergeben, als es mir gegenwärtig zu Gebote steht.

Die von mir gegebene Gruppierung der neuweltlichen Arten erlaubt eine Anzahl Schlüsse zu ziehen, die nicht nur im Hinblick auf die Gattung *Draba*, sondern ganz allgemein von Bedeutung sein dürften.

Es mußte bisher so scheinen, als ob *Draba* typisch altweltlichen Ursprungs sei. Aus Europa und Asien sind mindestens 400 *Draba*-Arten beschrieben, während aus Amerika nur etwa 60—70 Arten bekannt geworden waren, darunter eine ganze Anzahl solcher, die in der alten Welt eine große Verbreitung besitzen. Neuerdings hat sich durch die zielbewußte Erforschung der Flora Amerikas die Zahl der Arten von *Draba* mindestens verdoppelt, und die Fülle der neuen und interessanten Typen erlaubt, wie schon aus der obigen Gruppierung hervorgeht, den Schluß, daß die Gattung *Draba* amerikanischen Ursprungs ist. Die Gründe hierfür sind folgende:

1. Alle Gruppen von *Draba*, welche in der alten Welt bekannt geworden sind, besitzen auch in Amerika mehr oder weniger zahlreiche Vertreter. Dagegen kennen wir aus der neuen Welt zahlreiche, scharf gekennzeichnete Sektionen, welche in Europa und Asien keinerlei Anschluß besitzen.

2. Die Gruppen der Gattung *Draba* zeigen in der alten Welt ziemlich scharfe Grenzlinien; sogenannte Übergangsformen fehlen fast vollkommen. In Amerika finden wir ein ganz anderes Bild. Vielfach sind die einzelnen Sektionen nur stufenweise von einander verschieden, wie aus meiner Gruppierung zur Genüge hervorgeht, und häufig sind sogar noch sämtliche

Zwischenglieder zwischen einzelnen Sektionen erhalten. Um nur ein Beispiel anzuführen, ist in der alten Welt die Sektion *Aizopsis* so charakteristisch entwickelt, daß es auf den ersten Blick niemals zweifelhaft sein kann, ob eine Art hierher zu ziehen ist oder nicht. In Amerika dagegen kennen wir mehrere Arten, die bisher zu der Gruppe der *Alpinoideae* gerechnet wurden und bei denen erst eine eingehende Untersuchung die Feststellung erlaubte, daß sie besser bei der Sektion *Aizopsis* unterzubringen seien.

3. In Europa ist die Gattung *Draba* scharf gegen alle übrigen Gattungen der *Cruciferae* abgegrenzt. Der Kenner kann niemals im Zweifel sein, ob eine in genügendem Material vorliegende Art zu *Draba* gehört oder nicht. Auch hier finden wir in Amerika durchaus andere Verhältnisse.

Geht schon aus meiner Gruppierung hervor, daß einzelne Sektionen infolge ihrer abweichenden Verhältnisse gelegentlich als eigene Gattungen betrachtet werden, so zeigt auch besonders der Umstand, daß zahlreiche Arten, deren Zugehörigkeit zu *Draba* mir nicht zweifelhaft zu sein scheint schon unter den Gattungen *Arabis*, *Alyssum*, *Cochlearia*, *Braya*, *Parrya* beschrieben worden sind, wie wenig scharf die Abgliederung dieser Gattungen vielfach von einander ist.

Endlich sei auch noch angeführt, daß selbst der Monograph der Gattung in vielen Fällen über die Zugehörigkeit einer amerikanischen Pflanze zur Gattung *Draba* erst dann sicher schlüssig werden kann, wenn er ganz vollständiges Material mit Blüten und reifen Früchten zur Untersuchung erlangen konnte.

Alle die angeführten Tatsachen sprechen so laut für die neuweltliche Heimat der Gattung *Draba*, daß meiner Ansicht nach ein Zweifel nicht mehr bestehen kann.

Nicht schwierig ist es im allgemeinen sich ein Bild davon zu machen, wie die Verbreitung der Gattung von Amerika nach Europa und Asien erfolgt ist. Noch zahlreiche Arten sind uns ja erhalten, welche in der alten und neuen Welt gleichzeitig gedeihen. Es sind dies sämtlich Formen, welche zu den typischsten circumpolaren Gewächsen gehören, wie *D. hirta* L., *D. incana* L., *D. nivalis* Willd., *D. alpina* L. u. a. m., welche überall noch da aufgefunden wurden, wo der Mensch auf seiner Forscherfahrt zum Nordpol die letzten Pflanzen sammelte. Daß derartige oder bezüglich ihrer Abstammung auf sie zurückzuführende Gewächse sehr geeignet waren, infolge der Eiszeiten die mitteleuropäischen oder die asiatischen Hochgebirge zu erreichen, dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen.

Nur hinsichtlich der Sektion *Aizopsis* ist mir der Verbreitungsgang unsicher. Wie schon oben ausgeführt wurde, ist keine der acht amerikanischen Arten wirklich boreal. Die meisten dieser Arten gedeihen in den Hochgebirgen des mittleren und südlichen Nordamerika und nur eine, *D. Palanderiana* Kjellm., deren richtige Stellung wir der ausgezeichneten

Arbeit GELERTS[1]) über die arktischen *Draba*-Arten verdanken, dringt bis zu ziemlich hohen Breitengraden nach Norden vor. In der alten Welt, wo die Sekt. *Aizopsis* sehr artenreich auftritt, finden wir die meisten Vertreter in den Gebirgen des weiteren Mittelmeergebietes, und die in unseren Alpen und den deutschen Mittelgebirgen gedeihenden Formen, wie *D. aizoides* L. u. a. m., sind wohl diejenigen, welche am weitesten nördlich vordringen. Am wahrscheinlichsten dürfte es wohl sein anzunehmen, daß in unserem Fall diejenigen Formen ausgestorben sind, welche die Verbindung zwischen neuer und alter Welt circumpolar hergestellt hatten. Auf der anderen Seite scheint aber auch der Einwand berechtigt, daß keinerlei Gründe dafür sprechen, gerade diese *Aizopsis*-Formen sollten abgestorben sein, wo doch so zahlreiche andere unter den gleichen Vegetationsbedingungen lebende Arten der Gattung uns in den arktischen Gebieten erhalten sind.

Es sei endlich an dieser Stelle noch die interessante Frage der *Draba magellanica* Lam. besprochen.

Als HOOKER im Jahre 1847[2]) in seiner groß angelegten Flora Antarctica die *Draba*-Arten Südamerikas ziemlich eingehend behandelte, machte er darauf aufmerksam, daß die schon von LAMARCK beschriebene und von mehreren Sammlern an der Magellanstraße aufgenommene *D. magellanica* nichts anderes sei als eine Varietät oder Form von *D. incana* L. Er reihte infolgedessen diese Pflanze unter die Zahl jener merkwürdigen Gewächse ein, die, in dem Gebiet der Magellanstraße gedeihend, ganz ohne jede Verbindung mit dem Hauptverbreitungsareal der betreffenden Arten stehen. Ich erinnere hier nur an *Primula farinosa* und viele andere mehr.

Auch von anderen Forschern wurde diese Frage später noch mehrfach behandelt und stets im Sinne von HOOKER entschieden.

Neuerdings wurden gerade in den Gebieten des südlichsten Südamerika reiche Sammlungen angelegt, und da in diesen *Draba magellanica* Lam. immer und immer wieder erschien, stand ein reiches Vergleichsmaterial mir zur Verfügung. Ich konnte leicht konstatieren, daß unsere Pflanze keinerlei Beziehungen zu *D. incana* L. zeigt, dafür aber allerdings mit der nordisch-circumpolaren *D. hirta* L. manchmal eine sehr große habituelle Übereinstimmung besitzt. Nicht alle Exemplare des umfangreichen, mir vorliegenden Materials der sehr variablen *D. magellanica* zeigen diese auffallende Übereinstimmung, dafür aber einzelne Exemplare um so mehr. Es ist darum ganz verständlich, daß selbst ein sehr genauer Forscher, der nicht die Entwicklung der gesamten Gattung studiert hat, zu dem Schlusse kommen konnte, daß hier eine und dieselbe Pflanze vorliege.

Die habituell abweichenden Exemplare der *D. magellanica* waren es nun, die mich zuerst zu der Überzeugung brachten, daß hier eine spe-

1) GELERT, Notes on Arctic Plants, in Botan. Tidsskrift XXI (1898) 297.
2) HOOKER in Fl. Antarct. II (1847) 234.

zifische Übereinstimmung ganz und gar ausgeschlossen sei. Und dies bestätigte sich im Laufe der fortschreitenden Bearbeitung immer mehr. Ja es stellte sich zuletzt sogar heraus, daß die beiden Arten — wie schon oben bei meiner Gruppierung der Gattung *Draba* ausgeführt wurde — zu zwei verschiedenen, allerdings sehr nahe mit einander verwandten und stellenweise fast vollständig ineinander übergehenden Gruppen gehören, nämlich *D. hirta* L. (wie die nahe verwandte *D. incana* L.) zu § *Hirtae*, welche mit etwa 10 Arten circumpolar verbreitet oder aber auf die nördlichsten der Vereinigten Staaten beschränkt sind, während *D. magellanica* Lam. zu der mit über 25 Arten über die Hochanden Südamerikas von Columbien bis Patagonien zerstreuten § *Alyssoideae* zu rechnen ist. *D. magellanica* ist mit *D. Gilliesii* zweifellos am nächsten verwandt, einer Art, die nicht die geringste Ähnlichkeit mit *D. hirta* besitzt.

Ich kann natürlich an dieser Stelle nicht darauf eingehen, die Übereinstimmungen und Abweichungen der beiden Pflanzen eingehend zu schildern. Es genüge die Angabe, daß häufig Exemplare der *D. magellanica* von solchen der *D. hirta* wirklich kaum oder nicht zu unterscheiden sind, obgleich zweifellos zwischen den beiden Arten eine nähere Verwandtschaft gar nicht existiert.

Es ist dies ein Befund, wie er meines Wissens im Pflanzenreich noch nicht beobachtet worden ist. In räumlich weit von einander entfernten, aber in physiologischer Hinsicht einander offenbar recht ähnlichen Gebieten haben sich zwei formenreiche Arten gebildet, von denen einzelne Formen so sehr morphologisch übereinstimmen, daß sie für eine und dieselbe Pflanze gehalten werden können, obgleich sie tatsächlich gar keine engere Verwandtschaft besitzen.

Glücklicherweise dürften derartige Fälle zu den größten Seltenheiten im Pflanzenreich zählen, da andernfalls die phytogeographische Forschung mit ganz gewaltigen Schwierigkeiten zu kämpfen hätte und ihre Resultate auf Sicherheit oder auch nur Wahrscheinlichkeit vielfach keinen Anspruch erheben könnten.

Eine Möglichkeit für die Entstehung habituell übereinstimmender, mit einander aber nicht nächstverwandter Formen ist eben meiner Ansicht nach nur in den wenigen Fällen überhaupt gegeben, wo, wie bei der Gattung *Draba*, Differenzierungen hinsichtlich Blüte und Frucht vollständig oder wenigstens fast vollständig fehlen, wo alle Unterscheidungsmerkmale aus dem Aufbau, dem Wuchs, der Behaarung und anderen, sonst stets minder geschätzten morphologischen Befunden gezogen werden müssen.

Am 14. September fand ein Ausflug in die Lüneburger Heide statt. Herr Diels berichtet darüber folgendes:

Auf Wagen gelangten die Teilnehmer von der Eisenbahnstation Wintermoor bis in die Nähe von Einem. Dort begann die Fußwanderung. Eine ansehnliche Dünenbildung war der erste Gegenstand allgemeinen Interesses. Inmitten von Kiefernpflanzungen erhoben sich ihre Flugsandrücken, vielfach mit *Ammophila arenaria* befestigt. Am Fuße der Düne und in ihren Tälern boten sich auf dem festeren Sande größere Flächen von Moos-Vegetation (*Pogonatum piliferum*) und Flechten-Wuchs (*Cladonia destricta, Cl. silvatica, Cetraria islandica*). Weiterhin gelangte man durch kleine Eichen- und Buchenbestände zu dem Gehöft Einem, dann auf die freien Flächen der Heide. Neben *Calluna* zeigte sich *Juniperus communis* als der physiognomisch wichtigste Bestandteil der Formation; besonders im sogen. Hexengrund war die Fülle dieser Wacholdervegetation bemerkenswert. An mehreren Stellen sah man forstliche Kulturen in der Heide, die zu lebhaften Erörterungen über die Bedingungen und Aussichten dieser Versuche führten.

Etwa um Mittag teilte sich die Exkursion: die Mehrzahl wandte sich auf direktem Wege zum Wilseder Berg, um von diesem beherrschenden Punkte (171 m) die weite Rundsicht über das Heideland auf sich wirken zu lassen. Eine kleinere Gruppe zog es bei dem andauernd feuchten Wetter vor, auf bequemerem Wege nach Wilsede zu wandern. Dort vereinigten sich wieder sämtliche Teilnehmer und hörten im Saale des Gasthauses die Ausführungen von Herrn Graebner über »die Vegetationsbedingungen der Heide« s. S. 46.

Nach Tisch wurde unfern von Wilsede der »Totengrund« besichtigt. Diese höchst charakteristische Partie der Heide, durch prächtige Wacholdergestalten stimmungsvoll belebt, war für die Besucher besonders deswegen von hohem Interesse, weil sie ein Reservat darstellt, welches dauernd seinen Heide-Charakter bewahren wird. Die eine Hälfte des Totengrundes wenigstens ist von Professor Dr. Thomson-Münster angekauft und zum bleibenden Naturdenkmal bestimmt worden. Die Anwesenden gaben einmütig der Hoffnung und dem Wunsche Ausdruck, daß auch für die Sicherung des übrigen Teiles sich baldigst die Mittel finden möchten.

In nächster Nähe des Totengrundes erregte ein gewaltiger Findling, der »Riesenstein«, durch seinen Flechtenmantel (*Rhizocarpum geographicum, Lecanora aurita* u. a.) und durch die spezifische Flora in seiner nächsten Nachbarschaft (*Salix aurita, Polypodium vulgare*) die Aufmerksamkeit.

Weiterhin führte der Weg mitten durch typische Calluneten mit Wacholder. *Lycopodium clavatum*, eine hochwüchsige Schattenform von *Empetrum nigrum*, die erst neuerdings unterschiedene *Calluna vulgaris* var. *Erikae* wurden auf dieser Strecke mehrfach festgestellt. Eine Birkenallee bot einige lichenologische Ausbeute (*Cetraria sepincola* zahlreich, *Cetraria pinastri* selten). Kurz vor Oberhavelbeck wurden mehrere gewaltige

Hünengräber besichtigt. In unmittelbarer Nähe des Dorfes boten einige prächtige Exemplare von *Ilex aquifolium* ein reizvolles Vegetationsbild. Es waren bis 8 m hohe Bäume darunter, die Blätter der oberen Äste fast ganzrandig, der Durchmesser des buchenartigen Stammes ließ sich bis $1\frac{1}{2}$ m Höhe über dem Boden mit den beiden Händen nicht umspannen. In Oberhaverbeck wurde kurz gerastet, dann fand die Heimfahrt statt. Der Weg führte wieder über Einem zur Bahnstation. Um $8\frac{1}{2}$ Uhr erfolgte die Rückkunft in Hamburg.

Die Vegetationsbedingungen der Heide.

Von

P. Graebner.

Bereits auf der Exkursion hatte ich Gelegenheit, auf zahlreiche krankhafte Zustände der Kulturgewächse, namentlich der forstlichen hinzuweisen, es sei nun gestattet, einen kurzen Überblick über das Beobachtete zu geben.

Sowohl die wilde Vegetation typischer Heideflächen als auch die auf den Heideländereien aufwachsenden angesiedelten Pflanzen zeichnen sich vor denen aller übrigen heimischen Vegetationsformationen aus durch die geringe Stoffproduktion, den verhältnismäßig geringen Jahreszuwachs und bei den Kulturpflanzen zeigt sich fast durchweg eine sehr ausgeprägte Neigung zu allerlei Krankheiten, seien es parasitäre oder nichtparasitäre. Das Studium der Kulturpflanzen und ihr Verhalten auf der Heide gibt uns genugsam Fingerzeige für die Vegetationsbedingungen, unter denen die Heide ihre Herrschaft behält und selbst die mächtigsten Vertreter der baumartigen Pflanzen erfolgreich bekämpft, resp. sich an die von ihnen verlassene Stelle setzt. — Daß es nicht immer einfache Nährstoffarmut, d. h. direkter Mangel an einem oder mehreren wichtigen Nährstoffen im Boden ist, beweisen uns zahlreiche chemische Analysen von Heideböden und doch ist überall nur das eine Bild physiologischer Armut, analog der physiologischen Trocknis Schimpers in manchem nassen Boden, zu sehen. Es müssen also die Produktion direkt oder indirekt hemmende Faktoren vorhanden sein, die den Pflanzen, die einen stärkeren Jahreszuwachs zeigen, das Gedeihen erschweren oder unmöglich machen.

Eine dieser Hauptthemmungen ist der sogenannte Rohhumus[1]). Als Rohhumus im weiteren Sinne bezeichnet man jeden schwach verwesten, mehr oder weniger stark vertorften Humus, der deshalb auch häufig Trockentorf genannt wird. Seine physikalischen Eigenschaften sind sehr verschieden-

1) Vergl. Potonié und Alberts 1906.

artig, je nach den Stoffen, aus denen er entstanden ist, ob aus dem Laube oder den Nadeln der Bäume, aus Moosen, Heidekraut, Gräsern usw. und je nach den klimatischen Verhältnissen, d. h. je nach der Niederschlagshöhe der betreffenden Gegend. Der durch Laubabfall entstandene Humus ist fast stets locker und durchlässig, im verrottenden Laube leben fast stets eine Menge von Tieren, die den Boden offenhalten und eine feste Verkittung der Oberflächenschichten verhindern, auch wenn die klimatischen Verhältnisse, wie in der Lüneburger Heide, der Verwesung ungünstig sind und die Vertorfung befördern. Häufig locker, am Grunde öfter verdichtet und zähe ist der aus Moosen und Gräsern entstandene; in ihm ist namentlich, wenn *Molinia* oder *Polytrichum* resp. *Dicranum*-Arten die Erzeuger sind, das Tierleben meist sehr gering; er ist oft schon als Übergangsform anzusehen zu den ungünstigsten Formen, wie sie die fallenden Reste der Nadelhölzer und des Heidekrautes in feuchten Gebieten erzeugen. Unterstützt durch die Feuchtigkeit namentlich in den kälteren Jahreszeiten tritt die Verwesung stark zurück und die Humusbildung geht ungehemmt vor sich[1]), unterstützt von den Rhizoiden der Moose, den feinen Wurzeln des Heidekrautes, mancher Gräser usw., die selbst die Oberflächenschichten durchziehen, lagern sich die Reste fest aufeinander und verfilzen zu einer zähen Masse, — jedes Tierleben verschwindet. Diese Form des Humus, trocken dichtfilzig, im nassen Zustande schmierig, ist nun in den Heidegebieten des nordwestlichen Deutschlands sehr verbreitet. Erstens wird ihre Bildung wie bemerkt durch die Vegetation des Heidekrautes sehr befördert, dann aber hat man seit langer Zeit den natürlichen Waldbestand des Gebietes, soweit er noch vorhanden war, durch Kiefern- oder Fichtenwälder ersetzt, weil die Kiefer der forstlich ertragreichste Baum ist und auch die geringsten Ansprüche an schlechten Boden stellt. Der alljährlich fallende Nadelschutt erzeugt auch seinerseits ganz erhebliche Humusmengen auf der Bodenoberfläche.

Jede solche Rohhumusauflagerung, sobald sie eine einigermaßen starke Verdichtung zeigt, wirkt nun selbstredend zunächst schon rein mechanisch hemmend auf die Durchlüftung des Bodens. Der Austausch der im Boden durch Atmung der Wurzeln usw. verbrauchten Luft ist erschwert, um so mehr natürlich, je dichter und dicker der Rohhumus ist. Ich habe im vergangenen Jahre mit Herrn Dr. Wächter im Laboratorium der Kgl. Gärtnerlehranstalt einige Messungen mit Bodenproben angestellt[2]), die ergaben, daß, wenn Dahlemer Gartenerde, fest eingedrückt durch eine Schicht von 4 cm Dicke und Breite, bei 50 cm Wasserüberdruck einen Liter Luft in 50 Sekunden hindurchließ, und ganz feiner, sandiger, knetbarer Mineralboden in dichtester Lagerung unter denselben Bedingungen die Luft in

---

1) Vergl. Ramann, Bodenkunde, 2. Auflage.
2) Vergl. Zeitschr. für Forst- und Jagdwesen XXXVIII. 713 (1906).

19 Min. und 36 Sek. hindurchließ, der Versuch bei einem Wasserüberdruck von 270 cm noch über eine Stunde dauerte, wenn man filzig-schmierigen Fichtenrohhumus verwendete. Diese Zahlen (genaueres s. a. a. O.) zeigen, wie stark die Durchlüftungsfähigkeit des Bodens rein mechanisch durch die Auflagerung solcher mitunter mehrere dm starken Humusschichten herabgesetzt wird. Diese Hemmung allein würde in den meisten Fällen genügen, ungünstige Waldbilder hervorzurufen und länger dauernde Kulturen zu schädigen. Einige Versuche in dieser Richtung werde ich im laufenden Jahre in der Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen besprechen.

Als weiteres Moment für die Luft-, d. h. natürlich namentlich Sauerstoff-Armut kommt dann noch die Säurebildung im Boden hinzu. Jeder solcher Rohhumus ist erfahrungsgemäß sauer. Leider sind die Humussäuren in ihren Eigenschaften und in ihrer Wirkung auf die Pflanzenwurzeln, ja selbst zum Teil in ihrer chemischen Zusammensetzung nicht genügend bekannt, soviel aber steht fest, daß mehrere von ihnen sehr schädlich auf die Wurzeln stärker wachsender Pflanzenarten wirken, daß sie die Diffusionsfähigkeit der Wurzeln in sehr erheblichem Maße herabsetzen. Außerdem tritt ein starker, meiner Meinung nach oft unterschätzter Sauerstoffverbrauch durch die Neigung aller Humusstoffe, auch vieler Humussäuren und ihrer Abkömmlinge, zur Oxydation ein. Bei Sauerstoffzufuhr »schwindet« der Humus. Die Humussäuren sickern mehr oder minder tief in den Boden hinein und färben ihn grau bis dunkel. Das verhältnismäßig geringe Quantum von Sauerstoff, welches durch die Oberflächenschicht des Rohhumus hindurchgeht, wird also noch zum Teil zur Oxydation der Humusteile des Bodens verwendet und kann nur teilweise von den Wurzeln zur Atmung verbraucht werden. Weiter wirken die Humussäuren stark zersetzend auf die mineralischen Bestandteile des Bodens, namentlich die leichter angreifbaren derselben, die sonst das größte Quantum mineralischer Nahrung zu liefern imstande sind. Dadurch wird eine in den Heidegebieten fast allenthalben bemerkbare starke Auslaugung der Oberflächenschichten bewirkt, die, wie wir später sehen werden, gleichfalls eine starke Hemmung bedeutet. — Schließlich bewirkt die Auflagerung stärkerer Humusschichten ohne Tierleben im Boden noch eine außerordentlich dichte Lagerung des Mineralbodens selbst. Ramann hat[1]) gezeigt, wie stark sich das Porenvolumen des Bodens unter verschiedenen Lagerungsverhältnissen ändern kann, daß beispielsweise derselbe Boden 50 und 37 %, ein anderer 56 und 41 % besitzen kann, er hat weiter gezeigt, daß die Böden unter Torf und dicken Humuslagen die dichteste Lagerung, ebenso wie unter Wasser zeigen. Die schützende Wirkung der Humusschicht bewirkt, daß der Boden nicht oder nur schwach durch den Winterfrost gelockert wird, der ohnehin in den Heidegebieten keine besondere Stärke erreicht.

1) Bodenkunde, 2. Aufl., 230.

Die luftabschließenden Wirkungen der Rohhumusböden in der Heide lassen sich nun allenthalben konstatieren. An Einschlägen in den Boden kann man unschwer bemerken, daß die größte Mehrzahl der Wurzeln, namentlich die kräftigsten und stärksten in der Nähe der Bodenoberfläche streichen, weil sie hier die günstigsten Vegetationsbedingungen finden. Auf den Exkursionen hatten wir mehrfach Gelegenheit, die viele Meter lang streichenden Wurzeln ohne viel Mühe tauartig aus der Oberfläche herauszuziehen. — Eine auf Rohhumusboden aufwachsende Kiefer dringt oft nur etwa 3—4 dm in den Boden ein, namentlich wenn noch weitere später zu erwähnende Hemmungsschichten vorhanden sind, die kräftigsten Wurzeln gehen meist wenige cm unter dem Wurzelhalse seitwärts und strecken sich nach Art stickstoffhungriger Pflanzen stark in die Länge, ohne viele Seitenwurzeln zu erzeugen, oft 4—5 m und mehr kann man eine solche Wurzel aus dem Boden herausziehen, ohne eine erhebliche Verzweigung zu finden und ohne daß die Wurzel sehr erheblich an Stärke abnimmt. Das oberflächliche Streichen der Wurzeln bringt die erhebliche Schädigung, daß die Feuchtigkeitsschwankungen, die die Witterung mit sich bringt, besonders stark empfunden werden. Die Oberfläche trocknet in der Sonne bald mehr oder weniger aus, und da die Schicht, in der die Wurzeln sich befinden, stark humushaltig ist, tritt bald die physiologische Trocknis Schimpers in die Erscheinung. Während bekanntlich die Pflanzen imstande sind, aus Sandboden oft alles Wasser bis auf etwa 2 % herauszusaugen, fangen sie im Humusboden bereits an Wassermangel zu leiden, oft wenn der Boden noch fast 50 % Wasser enthält. Längere Zeit stockt daher das Wurzelwachstum ganz und namentlich die schwächeren Wurzeln, häufig aber auch die stärkeren schrumpfen an der Spitze ein und vertrocknen oder verharzen dort schließlich. Dadurch wird ein intermittierendes Wurzelwachstum hervorgebracht, die Spitze ist abgestorben und bei Eintritt günstiger Vegetationsverhältnisse, also bei Regenfall, werden seitlich unterhalb der Spitze neue Fortsetzungswurzeln erzeugt. Durch diese Unterbrechungen wird naturgemäß die Nahrungsaufnahme stark beeinträchtigt, die Gesamtentwicklung gestört. Gerade für Nadelhölzer sind nun diese Störungen besonders unheilvoll, da sie nach den Untersuchungen von Arn. Engler nicht wie die Laubhölzer die Fähigkeit haben, während der Wintermonate, solange die Temperatur es gestattet, neue Wurzeln zu erzeugen, sondern daß sie während einer Reihe von Monaten, etwa November bis März, sich in völliger Ruhe befinden.

In der Heide findet man nach ausgeprägten Trockenperioden des Sommers oft erst im September oder gar Oktober die ersten Wurzelspitzchen, die seitlich unter der Spitze hervorbrechen und die dann nicht, wie es normal sein sollte, bald wieder zur Ruhe kommen, sondern, da augenscheinlich die Pflanze noch Mangel leidet, und ihren Entwicklungsgang für das Jahr, das »Ausreifen« der Gewebe, wie es der Gärtner nennt,

infolge der sommerlichen Unterbrechung nicht hat vollenden können, wachsen die Wurzeln noch längere oder kürzere Zeit weiter. Nach ganz starken Dürreperioden, wie sie beispielsweise der Sommer 1904 bot, fanden sich stellenweise im März 1905 namentlich in Fichtenbeständen noch keine neuen Wurzeln vor. Daß solche zeitweilige Vernichtung des aufsaugenden Wurzelapparates und das oft längere Zeit vorhandene Fehlen zahlreicher tätiger Wurzeln, namentlich wenn es während des ganzen Winters andauert, eine starke Schädigung des pflanzlichen Organismus bedeutet, liegt auf der Hand, namentlich daß die Widerstandsfähigkeit gegen parasitische Angriffe (Schüttepilze, Holz- und Wurzelpilze, tierische Parasiten usw.) stark vermindert wird.

Die langstreichenden Wurzeln in der Oberfläche bringen aber noch andere ungünstige Erscheinungen mit sich. Handelt es sich um forstliche Kulturen, also um eine Formation, bei der die Pflanzen ziemlich eng stehen, so tritt sehr bald die Wurzelkonkurrenz hervor. Da die Wurzeln fast genau in einer Ebene streichen, mit geringen Tiefenunterschieden wachsen, kreuzen sie sich bald und laufen sich entgegen. Die Folge ist, daß der Feuchtigkeits- und Nährstoffgehalt der dünnen Schicht von vielen Abnehmern geteilt wird, namentlich tritt durch die Entziehung des Wassers sehr bald das Stadium ein, in dem ein weiteres Heraussaugen nicht mehr möglich ist, das Eintreten der physiologischen Trocknis wird also bedeutend beschleunigt, man kann den Wassermangel oft schon konstatieren, wenn die darunter liegenden Sande noch genügend Feuchtigkeit aufweisen. Dem Forstmann ist diese »Wurzelkonkurrenz« sehr bekannt und es ist nachgewiesen, daß sie schon allein imstande ist, z. B. den Nachwuchs, Verjüngung der Bestände, zu verhindern.

Wie bereits bemerkt, machen die Waldgehölze der Rohhumusböden durch ihre ganz ungewöhnlich verlängerten, sich wenig verjüngenden und namentlich nur ganz schwach verzweigten Wurzeln den Eindruck nahrungs-, namentlich stickstoffhungriger Pflanzen. Die starke Verlängerung der Wurzeln bei gleichzeitigem Zurückbleiben der oberirdischen Teile ist ja ein so bekanntes und leichtes physiologisches Experiment, daß die Veränderung der Pflanzentracht bei Kulturen ohne Stickstoff wohl allgemein bekannt sein dürfte. Bei den Pflanzen der Heide finden wir oft genau die nämlichen Bilder. Die Wurzeln verlängern sich mehr und mehr, und während in den ersten Jahren, bei jüngeren Holzgewächsen also, die starke Verlängerung der oberen Wurzeln schon stark in die Augen fällt, ist doch das Verhältnis zwischen den ober- und den unterirdischen Teilen noch ein leidlich normales und gesundes.

In den ersten Jahren zeigen auch die auf den Rohhumusheiden selbstständig angeflogenen Bäumchen meist eine normale Beblätterung und Benadelung. Mit zunehmendem Alter, an besonders ungünstigen Stellen tritt aber oft schon nach 10—15 Jahren ein deutlicher Rückgang in der nor-

malen Entwicklung der oberirdischen Teile ein. Als Folge der vorher beschriebenen Hemmungs- und Krankheitserscheinungen werden die Jahrestriebe merklich kürzer und blattärmer, namentlich die seitlichen schwächeren Zweige verlängern und verzweigen sich mangelhaft, während die Haupttriebe oft noch leidlich zuwachsen. Die ganze Pflanze nimmt dadurch eine gewisse Alterstracht an, ihr Verhalten ist dem alter Bäume ähnlich, was sich z. B. auch in der häufigen Erzeugung von (schlechten) Früchten bemerkbar macht. Am deutlichsten sieht man diese Dinge an Nadelhölzern, an Kiefern und Fichten. Trotz der zurückbleibenden Entwicklung der oberirdischen Teile wachsen die Wurzeln, wenigstens wenn sie nicht durch Wurzelkonkurrenz zu stark behindert sind (der letztere Fall ist noch ungünstiger), verhältnismäßig sehr stark weiter. Durch die schwache Verzweigung entfernt sich dadurch der Platz der Hauptnahrungsaufnahme an den Enden der Wurzeln immer mehr und mehr von den beblätterten Spitzen der Zweige. Die Leitungsbahn für die Rohstoffe von den Wurzelspitzen zu den Blättern und für das assimilierte plastische Material wird immer länger. Dazu kommt, daß durch die Vergrößerung des Holzkörpers an Wurzeln, Stämmen und Zweigen eine immer größere Kambialfläche, immer größere Jahresringe bedingt. Es tritt nun schließlich ein Zeitpunkt ein, an dem die verhältnismäßig geringe Blatt- (resp. Nadel-)menge an den kurzen, schlecht beblätterten Trieben nicht mehr imstande ist, soviel plastisches Material zu erzeugen, als zur Ernährung von Stammkörper und Wurzelsystem nötig ist. Die Folge ist, daß im Frühjahr bei Erzeugung der neuen Laubtriebe ein Mangel an Reservesubstanzen vorhanden ist. Möller hat gezeigt, daß bei der Kiefer, die ja überall die Hauptrolle spielt, der Austrieb (der »Maischuß«) durch das vorhandene plastische Material in seiner Länge stark beeinflußt wird; ist viel vorhanden, wird er lang, ist wenig vorhanden, bleibt er kurz. Die Länge der später an den Trieben entstehenden Nadeln ist aber von den Vegetationsbedingungen des betreffenden Frühjahres abhängig. Reichliche Reservestoffe und ein schlechtes Frühjahr geben also lange kurz beblätterte Triebe, wenig Reservestoffe, und gutes Frühjahr mit reichlicher Nahrung kurze, langnadelige Triebe usw. Sobald bei den Heidekiefern sich Mangel an winterlichen Reservesubstanzen bemerkbar macht, tritt nun folgendes ein: Zunächst also ein schwacher Jahrestrieb, aber auch die langen Wurzeln werden langsam und mangelhaft ernährt, ihr Zuwachs geschieht langsam und ungenügend und die Zeit der Feuchtigkeitsabnahme tritt meist ein, ehe sie durch etwa neua ssimilierte Substanz zur vollen Tätigkeit kommen konnten. Dazu kommt noch, daß solche Kiefern bereits sehr stark zu »schütten« begonnen haben, mit Ausnahme der Haupttriebe (und oft auch an diesen) haben alle Zweige an der Spitze nur noch die Nadeln des letzten Jahres und auch diese oft nicht mehr vollständig, alle älteren Nadeln (normalerweise müssen sie 2—3 Jahre alt werden) sind abgefallen. Es ist also oft höchstens die Hälfte

der assimilierenden Organe vorhanden, die noch dazu durch die schlecht ernährten Wurzeln mangelhaft versorgt werden. Die Nadeln des betreffenden Jahres werden also, entsprechend dem MÖLLERschen Gesetz auch kurz bleiben, was auch in der Tat geschieht. Diese Jahre sind nun für die Pflanze im höchsten Maße kritisch, es genügt ein geringer Anstoß und der Schüttepilz oder eine Trockenperiode oder sonst etwas schädigen sie so, daß sie den nächsten Winter und Sommer gar nicht oder nur als sichere Todeskandidaten überdauern. Wer einige Erfahrung und Kenntnis auf dem Gebiete der Heidekultur besitzt, ist leicht imstande, die in absehbarer Zeit absterbenden Pflanzen herauszufinden. Auf sich selbst überlassenen Rohhumusheiden finden sich meist Kiefern in verschiedenem Alter in größerer oder geringerer Zahl angesiedelt und in jedem Alter kann man diese Todeskandidaten finden; oft scheint die stärkere Ansiedelung junger Pflanzen allein zu genügen, um älteren schon schwachen Exemplaren die Lebensader zu unterbinden. Die Schütte nimmt zu, Zweig für Zweig verschwindet meist von unten nach oben und die Zahl der zuwachsenden Exemplare ist nicht größer, oft sogar (mit zunehmender Auslaugung, Verdichtung des Rohhumus usw.), wird sie immer geringer als die vorhandenen älteren Pflanzen. Eine solche Heide wird ohne Einwirkung des Menschen nie zum Walde, wird stets Heide bleiben und immer ungünstigere Formen annehmen.

Die Kiefer ist ebenso wie die Eiche usw. normalerweise ein tiefwurzelnder Baum und nur gezwungen gewöhnt sie sich an die flache Wurzelführung, natürlich ohne jemals normale Bestände, wie sie unsere märkischen Sande tragen, zu liefern. Es ist deshalb ohne weiteres zu erwarten, daß die Heidebäume, sobald die Hemmung, der Luftabschluß durch Entfernung des Rohhumus usw. beseitigt wird, auch ihre Wurzeln in den Untergrund senden werden. Und das tun sie in der Tat, wie ich durch vielfache Untersuchungen habe feststellen können. Fast jede Kiefer versucht auf dem ungünstigen Boden ihre Wurzeln möglichst tief in den Untergrund zu versenken, man sieht in der Nähe des Stammes Wurzeln so weit hinabstreben, wie die Durchlüftung ihnen das Leben nur eben gestattet, selbst wenn sie nicht erheblich tätig sein können. Sie bleiben denn auch, wie bemerkt, ganz unverhältnismäßig dünn und schwach. Ändern sich die Vegetationsverhältnisse zum Ungünstigen, d. h. wird durch die wachsende oder sich verdichtende Rohhumusschicht die Durchlüftung des Bodens in größeren Tiefen erschwert oder ganz abgeschnitten, so sterben die unter günstigeren Bedingungen tief eingedrungenen Wurzeln ab oder stellen doch ihre Tätigkeit ein. Ich habe in der Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen 1906 solche Fälle genau besprochen und abgebildet, wie die oberflächlich streichenden Wurzeln jetzt (genau wie bei den auf Rohhumus entstehenden Pflanzen von Anfang an) die Ernährung des Baumes übernehmen und an Stelle der abgestorbenen oder doch lahm gelegten Grundwurzeln treten. Sobald man die Rohhumus-

schicht entfernt, beginnen die tieferstreichenden Wurzeln, soweit sie noch lebend geblieben sind, sofort eine neue lebhafte Tätigkeit, sie wachsen stark in die Dicke und gesunden soweit als möglich. In den diesjährigen Berichten der Gesellschaft für angewandte Botanik habe ich Abbildungen von Kiefern gebracht, von denen die eine zur Zeit der Untersuchung noch im Rohhumus steckte, die andere seit einigen Jahren davon befreit war. Waren die Grundwurzeln alle abgestorben und hat der Baum trotzdem diese kritische Periode, wie sie der Forstmann nennt, überstanden, und sich noch Lebenskraft genug bewahrt, so gehen senkrecht von den wagerecht streichenden Wurzeln neue in die Tiefe und tragen zur Gesundung des Baumes so viel als möglich bei, hatten sich die Grundwurzeln noch erhalten, so wuchsen sie plötzlich stark in die Dicke wie an dem a. a. O. abgebildeten Stamme. Ich hoffe, im Laufe dieses Jahres Gelegenheit zu finden, Ausführliches über diese Anpassung an die neuen Verhältnisse berichten zu können.

Soviel über den Rohhumus selbst. In dichten Beständen, also in Schonungen der Heidereviere siedelt sich aber auf dem beschatteten Boden der in der ersten Zeit durch die Kultur sich günstig entwickelnden jungen Wälder eine dichte Beerkraut- (*Vaccinium myrtillus* und *V. vitis idaea* und namentlich Moos-(*Hypnum*)-Vegetation an. Im Schutze der Bäumchen werden die Moospolster mehrere Dezimeter dick und umgeben in dieser Höhe auch den Grund der Stämme, der dadurch dauernd von einer feuchten Atmosphäre umgeben ist. Wie am Wurzelhalse durch Rohhumusschichten, so ist hier am Stammesgrunde durch die dichten Moospolster die Atmung stark erschwert und die Folge ist eine krankhaft starke Entwicklung der sonst sehr kleinen Ersatzlenticellen. In Laubwäldern sind solche übermäßigen Ansammlungen von Moosen kaum zu finden, sie werden durch das fallende Laub erstickt, wie der Rohhumus gehören auch sie zu den zweifelhaften Errungenschaften der Nadelholz-, namentlich Kiefernkultur. Sorauer, dem ich die krankhaft veränderten Kiefernrinden gab, zählt sie zur Gruppe der nichtparasitären Krankheiten, die er als Lohkrankheit bezeichnet. Die Ersatzlenticellen sind auf das vielfache vergrößert, sie bilden eine schwammige Parenchymmasse, die selbstredend bald abstirbt oder zusammenfällt. Der Steinkork ist gleichfalls stark deformiert und kommt nur stellenweise zur Ausbildung, einzelne mehr oder weniger deutliche Steinkorkzellen durchsetzen das schwammige Parenchymgewebe. Je nachdem das Wuchergewebe zu feuchter oder trockener Zeit abstirbt, bildet es das Substrat für Pilze oder trocknet bis tief in das Rindengewebe, öfter bis aufs Cambium zurück. In beiden Fällen unerwünschte Erscheinungen, die zu allerlei Kombinationen führen können (näheres vgl. Zeitschr. für Forst- und Jagdwesen 1906). — Daß diese dichten und dicken Moospolster die Durchlüftung des Bodens noch mehr herabsetzen und erschweren, leuchtet ohne weiteres ein.

Bis jetzt sind nur die Hemmungen betrachtet worden, die durch Auf-

lagerungen auf den Boden hervorgebracht werden. Zu ihnen gesellen sich häufig noch weitere Momente, die der Stoffproduktion der Heide eine noch engere Grenze ziehen. In vielen Gegenden spielt die eigenartige Witterungslage eine große Rolle, so ist beispielsweise in manchen Teilen der Lüneburger Heide in keinem Sommermonate mit einiger Sicherheit auf Frostfreiheit zu rechnen. Ich sah selbst im Juli erfrorenes Eichenlaub, ein Beweis, daß nicht geringe Kältegrade über den Bestand gekommen waren. Dadurch sind manche Kulturen, so z. B. der Robinie usw. sehr erschwert bis fast ausgeschlossen. Gleditschien und andere etwas empfindlichere Gehölze erlagen in den Versuchskulturen fast ganz. Die plötzlichen Fröste nach Regenschauern und nasser Witterung sind auch der Grund für die auf verschiedenen Bodenarten so ausgeprägte Erscheinung des Auffrierens. Durch das plötzliche Gefrieren der nassen Oberfläche dringen oft bis mehrere Zentimeter lange Eisnadeln aus dem Boden, oft die oberste Bodenschicht mit hebend. Die Ausdehnung des Bodens hebt junge Pflanzen so hoch empor, daß, wenn sich dieses plötzliche Gefrieren im Winter mehrere Male wiederholt, die Pflanzen im Frühjahr bis über fingerlang aus dem Boden gezogen sind und natürlich umsinken. Wenn es ihnen gelingt, mit den noch im Boden befindlichen Wurzeln weiter zu leben, sind sie jedenfalls auf mehrere Jahre in ihrer Entwicklung zurückgekommen und nach dem Aufrichten sind sie zunächst wieder in Gefahr, durch die schlechte Befestigung umzufallen. — Ein weiterer Feind der Heidekultur!

Wie bereits oben bemerkt, zeitigt die Rohhumusauflagerung noch weitere Erscheinungen innerhalb des Heidebodens, die Humussäuren wirken zersetzend auf die mineralischen Bestandteile und werden zum Teil in den übrigbleibenden armen Sanden niedergeschlagen, die infolge der bleigrauen Färbung den Namen Bleisand erhalten haben. Die Humusniederschläge, die sich bilden, sobald das Humussäure führende Wasser mit noch lösliche Salze in bestimmten Mengen enthaltenden Bodenschichten in Berührung kommt, werden bei bestimmten Kältegraden zersetzt. Dadurch können sie in Tiefen, die vom Winterfrost stärker berührt werden, sich kaum in größere Menge niederschlagen und finden sich daher fast stets in Tiefen von 2,5—3 dm. Dort verkitten sie den Sand zu einer festen im Wasser unlöslichen Masse, die allgemein als der Ortstein oder Ur in der Heide bekannt ist. Die sehr flach oder auch sehr tief liegenden, meist in großer Dicke sich hin und wieder, aber selten findenden ähnlichen Ablagerungen scheinen, soweit ich sie kenne, besondere Dinge mit anderen Entstehungsbedingungen und ganz anderen pflanzenphysiologischen Eigenschaften zu sein, die nicht mit dem typischen Heideortstein vermengt werden können und der Aufklärung sehr bedürfen. Unser Ortstein liegt wie gesagt, meist in etwa 2,5—3 dm Tiefe und ist entweder weich und locker (wegen seiner Farbe Fuchserde, oder Branderde genannt) oder fest und dicht (Ortstein), und ist meist nur 1—2 dm oder weniger dick. Die Festigkeit ist auch in

den verschiedenen Jahreszeiten sehr verschieden, selbst ziemlich starker alter Ortstein ist im feuchten Frühjahr leidlich locker. Wie lange der Ortstein zu seiner Bildung braucht, ist einigermaßen strittig, mir scheint, als ob gewisse häufige Branderdeformen sich in ziemlich kurzer Zeit bilden. Jedenfalls steht das eine fest, daß der Ortstein ein ganz erhebliches Hindernis für den Pflanzenwuchs und für die Wurzeln bildet, die ihn in der Regel nicht zu durchdringen vermögen. Es sind eine Reihe von Fällen bekannt, in denen Wurzeln und zwar starke Wurzeln den Ortstein durchdringen. Diese verhältnismäßig seltenen Fälle aber können nichts beweisen, denn erstens handelt es sich da, wo der Ortstein unter ungestörter Oberfläche lag, soweit ich die Dinge kenne, stets um alte Bäume, bei denen man nicht weiß, ob der Baum zum Ortstein oder der Ortstein zum Baum kam, d. h. sich erst nach dem Aufwachsen des Baumes gebildet hat. Weiter wissen wir, daß der Ortstein an die Luft oder in luftreichen Boden gebracht (sobald also seine Weiterbildung unterbunden ist), zu den besten Pflanzennährsubstraten gehört, sobald also die Durchlüftungsverhältnisse des Bodens günstig verändert sind, kann man sich denken, daß der Ortstein, soweit er nicht mechanisch hemmt, kein weiteres Hindernis mehr bietet. Aber wie gesagt, solche Fälle sind Ausnahmen. In der Regel biegen die Pflanzenwurzeln auf der Oberseite der Ortsteinschicht wagerecht ab, um bald sich stark verjüngend auf ihm flach ausgebreitet zu enden. Dabei ist interessant zu beobachten (was auch GREBE[1]) hervorhebt), daß die durch den Ortstein hervorgebrachten Hemmungen nicht nur rein mechanisch sind, denn selbst auf der ganz weichen Form der Branderde sieht man nicht selten die Wurzeln den charakteristischen rechten Winkel machen. Es scheint, als ob mit die Hauptursache der in der starken Humusanhäufung des Ortsteins naturgemäß herrschende starke Sauerstoffverbrauch ist, der vielleicht allen Sauerstoff absorbiert, der durch die Rohhumusdecke noch bis zur Tiefe des Ortsteins herunterdringt, solange der Ortstein eben sich in Weiterbildung befindet. Nur da, wo der Ortstein durchbrochen ist oder wo er sich als »Ortsteintopf« röhrenartig in die Tiefe senkt, sickert noch mit Luft beladenes Wasser weiter herab, ihm folgen auch Wurzeln in größerer Zahl mehr in die Tiefe.

Ganz abgesehen von der direkten Hemmung der Wurzeln durch den Ortstein, die den Baum zwingt, aus einer flachen Erdschicht seine Nahrung und sein Wasser zu saugen, erzeugt diese feste Lage in einigen Dezimetern Tiefe weitere ungünstige physikalische Verhältnisse, die Oberflächenschichten, der Rohhumus und der Bleisand sind vom Untergrunde abgeschnitten, so daß die Feuchtigkeitsschwankungen in ihnen bedeutend vergrößert werden, jedenfalls viel größere sind, als in den Schichten unterhalb des Ortsteins; man kann nicht selten bemerken, daß die oberen Schichten stark trocken erscheinen und unmittelbar unter dem Ortstein eine milde Feuchtigkeit be-

1) Zeitschr. für Forst- und Jagdwesen 1906.

ginnt. Der Ortstein bildet augenscheinlich eine Zwischenschicht, die den Ausgleich der Feuchtigkeit von oben nach unten ebenso wie von unten nach oben hemmt. Die allmähliche Feuchtigkeitszunahme von oben nach unten, wie man sie auf den meisten anderen Boden bemerkt, fehlt auf Ortsteinböden oft ganz.

Durch die Ortsteinbildung im Boden werden also die Lebensbedingungen für Pflanzen mit höherer Stoffproduktion mit stärkerem jährlichem Zuwachs noch immer mehr erschwert und es gibt Böden genug in der Lüneburger Heide, die man jedenfalls für eine Forstkultur, bei der sie lange Jahre sich selbst überlassen bleiben müssen, für nicht geeignet halten kann. Alle die vorher genannten und besprochenen Hemmungserscheinungen häufen sich in ihnen und machen den Bäumen das Leben schwer. Die geschwächten Pflanzen fallen dann meist sehr bald einem tierischen oder pflanzlichen Parasiten zum Opfer, der seines Scharfrichteramtes an ihnen waltet. Die Verbesserung der physikalischen Verhältnisse des Bodens muß die Hauptaufgabe der wissenschaftlichen Heideforschung sein. Die Praxis fordert daneben gebieterisch die Ansiedelung von Menschen. Bei vernünftiger intensiver Kultur, also bei Landwirtschaftsbetrieb, lassen sich sehr viele Böden, die der Aufforstung in großem Maßstabe widerstehen, außerordentlich nutzbar machen und die Anwesenheit einer größeren Zahl von Menschen gibt auch die Möglichkelt, dem Walde an den anderen Orten die nötige Pflege angedeihen zu lassen, die ihm jetzt so oft fehlt. Man vergleiche darüber die lichtvollen Auseinandersetzungen meines verehrten Mitarbeiters O. v. Bentheim in unserem Handbuch der Heidekultur. Als weiteres Postulat ergibt sich die vermehrte Anpflanzung von Laubhölzern in der Heide. Die Geschichte lehrt, daß die Heide in früheren Jahrhunderten, soweit sie noch Naturwald war, Laubholz, Buchen und Eichen, getragen hat und daß sie erst künstlich in ein Kieferngebiet umgewandelt wurde. Mit Kiefer und Fichte als Hauptgehölz ohne die Mischung mit Laubholz wird man nie gesunde Wälder dort erziehen, der Rohhumus, den sie sich selbst unter den herrschenden klimatischen Verhältnissen erzeugen, läßt sich nicht anders bekämpfen, als daß man für Offenhaltung des Bodens durch ein Tierleben sorgt, und das kann eben wieder nur durch Laubholz geschehen.